©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme beim Ciliaten *Didinium nasutum* – Rasterelektronenmikroskopische Ergänzungen*

Alexandra GUHL & Klaus HAUSMANN

Abstract: **Food acquisition and uptake by the ciliate *Didinium nasutum* – A scanning electron-microscopical supplement.** The barrel-shaped ciliate *Didinium nasutum* is characterized by an anterior and a posterior ciliary girdle. A conical proboscis (oral dome) extends from the centre of the anterior pole. This proboscis is a dynamic structure which can change its morphology from short, blunt and compact to longish, pointed and slender. It is suggested that this oral dome is (to a certain extent) a dynamic structure. Through the discharge of toxicysts, prey organisms like *Paramecium caudatum* and *P. bursaria* are instantaneously arrested, immobilized and eventually killed. Dramatic lesions of the prey might occur. The ingestion of one prey organism lasts about one minute. If two predators attack one and the same prey, they collide after a short while, inhibiting a further phagocytosis. In the course of five minutes one predator pulls the prey out of the other predator's oral apparatus and ingests it completely.

Key words: Ciliates, Ciliophora, gulper, food acquisition, ingestion.

Einleitung

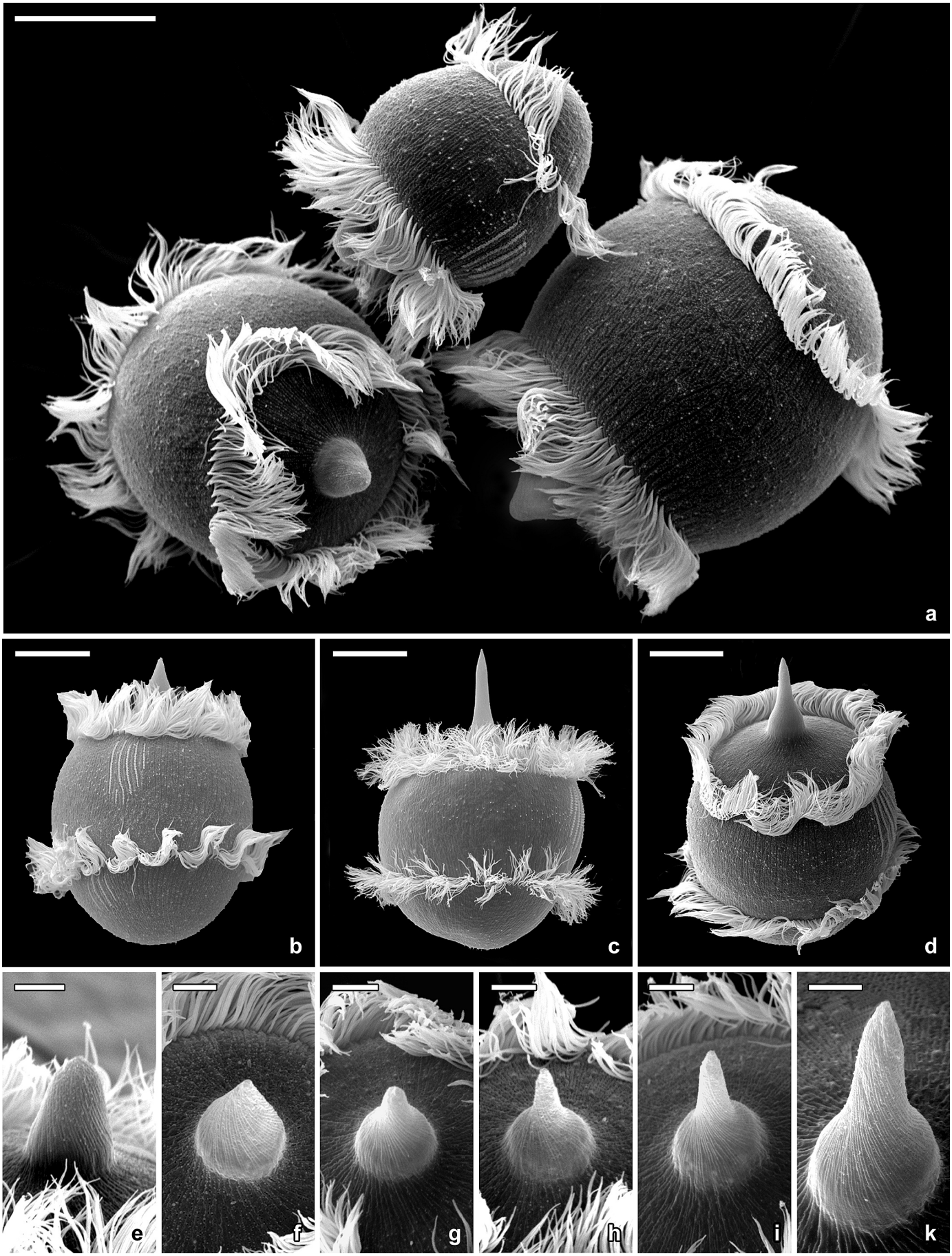
Seit seiner Erstbeschreibung im Jahre 1773 durch O.F. MÜLLER als *Vorticella nasuta* und der heute noch gültigen Umbenennung im Jahr 1859 in *Didinium nasutum* durch STEIN (FOISSNER et al. 1995) war dieses räuberische Ciliat immer wieder Gegenstand spezieller Untersuchungen. So wurden im Verlaufe der Zeit zahlreiche Aspekte der Biologie des auf Grund seiner auffälligen Morphologie mit deutschem Trivialnamen Nasentierchen genannten Wimpertieres näher analysiert.

Die bisherigen Untersuchungen konzentrierten sich auf Themen wie die licht- und elektronenmikroskopische Anatomie (STEIN 1859; BALBIANI 1873; ENTZ 1883; THON 1905; LIPSCOMB & RIORDAN 1992; MAST 1912; REUKAUF 1914/15, 1930, 1940/41; TEN KATE 1927; YAGIU & SHIGENAKA 1965; WESSENBERG & ANTIPA 1968; RIEDER 1971; GRAVE 1982; MAYER 1998), die Stellung im System (LIPSCOMB & RIORDAN 1992; WRIGHT & LYNN 1997) sowie auf den Lebenszyklus (CALKINS 1915, 1916; MAST 1917c; LUND 1918; PATTEN 1921; BEERS 1928a, b, c, 1929, 1933a, b, 1959; BRANDT et al. 1955; BUTZEL & BOLTEN 1968; SMALL et al. 1972; SALT 1974, 1975, 1979; MCGRATH et al. 1977; MALY 1978; HARRISON 1995; TRÖGER 2003), wobei das En- und Exystierungsverhalten ganz besondere Beachtung fanden (MAST 1917a, MAST & IBARA 1923; BEERS 1925, 1926, 1927, 1930, 1931, 1935, 1937, 1945, 1946, 1947a, b; BUTZEL & HORWITZ 1965; HOLT & CHAPMAN 1971, HOLT 1972;, RIEDER 1973). Die Kernverhältnisse sowie das Konjugationsgeschehen (PRANDTL 1906; MAST 1917b; KARADZHAN & RAIKOV 1977; KARAJAN et al. 1995, 2003; LEONOVA et al. 2006) interessierten genauso wie weitere zellbiologische Phänomene einschließlich elektrophysiologischer Fragestellungen (FAURÉT-FREMIET 1911, 1945; GELEI 1938; PÁRDUCZ 1961; LAYBOURN 1977; CURGY et al. 1978; IWADATE & ASAI 1995, 1996, IWADATE et al. 1997; TRÖGER 2004, TRÖGER & HAUSMANN 2005). Das generelle Verhalten zum einen (HARA & ASAI 1980; MACHEMER & BRÄUCKER 1992, BRÄUCKER et al. 1994,, BRÄUCKER 1995; PERNBERG & MACHEMER 1995a, b) und das Geschehen um den Nahrungserwerb sowie der Nahrungsaufnahme zum anderen fesselten von je her zahlreiche Forscher (MAUPAS 1883; JENNINGS 1906; MAST 1909; KRÜGER 1936; PÁRDUCZ 1954; BURBANCK & EISEN 1960; DRAGESCO 1962; SCHWARTZ 1965; WESSENBERG & ANTIPA 1970; HAUSMANN 1978; BERGER 1979, 1980; HARA et al. 1985; HEWETT 1987, 1988; IWADATE et al. 1999; KOZLOVA et al. 2002; LUMMER 2002).

Generell kann festgehalten werden, dass die Untersuchungen, wie es vielfach der Fall ist, teils sehr tiefgehend erfolgten, teils eher an der Oberfläche blieben. So

* Wir widmen diese Studie Herrn Univ.-Prof. Dr. Wilhelm FOISSNER anlässlich seines 60. Geburtstages in Anerkennung seiner umfangreichen und breit gefächerten protistologischen Forschungen.

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at



©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1a–k: Morphologie von *Didinium nasutum* [Rasterelektronenmikroskopie (REM)]. **a**: Je nach Ernährungszustand sowie Stadium im Lebenszyklus deutlich unterschiedlich große *Didinium*-Zellen aus der gleichen Kultur. **b–d**: Auffällige Unterschiede in Länge und Breite der Proboscis. **e–k**: Mögliche Abfolge der Entstehung einer länglich-spitzen Proboscis. Maßbalken: 25 µm (**a–d**), 5 µm (**e–k**).

ist es erklärlich, dass aus den verschiedenen Bereichen der Biologie von *D. nasutum* Erkenntnisse ganz unterschiedlicher Informationsdichte vorliegen.

Der folgende Bericht beschäftigt sich mit bislang nicht näher beachteten Facetten des Nahrungserwerbs und der Nahrungsaufnahme und möchte speziell jüngeren Protozoologen Anreiz geben, sich unter Anwendung derzeitig aktueller Techniken erneut der Biologie dieses Ciliaten zuzuwenden. Aus diesem Grunde wurde die zum Thema *Didinium* verfügbare Literatur so komplett wie möglich zusammengestellt.

Material und Methoden

Untersuchungsorganismen

Das für diese Untersuchungen eingesetzte Ciliat wurde von Carolina Biological Supply, Burlington, USA, als *Didinium nasutum* käuflich erworben. Es gibt einige Zweifel darüber, ob es sich in der Tat um genau diese Art handelt (TRÖGER & HAUSMANN 2005), was aber für die vorliegende Studie irrelevant erscheint. Die Futterorganismen *Paramecium caudatum* und *P. bursaria* stammten aus Labordauerkulturen.

Kulturbedingungen

Die *Didinium*-Kulturen wurden bei einer konstanten Umgebungstemperatur von 18°C mit Volvic-Mineralwasser (Frankreich, D-Vertrieb: Danone Waters Deutschland GmbH, Wiesbaden) in Plastikpetrischalen (Greiner, Frickenhausen) gehalten und im Zwei-Tages-Rhythmus mit *Paramecium caudatum* bzw. *P. bursaria* gefüttert.

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen mussten die Ciliaten vom Detritus befreit werden. Dafür wurden insbesondere die Futtertiere mittels Filtrieren durch ein Schnellsieb (Erich Drehkopf GmbH, extrafrein, 240 µm Maschenweite) gereinigt. Damit sich das Wasservolumen in den *Didinium*-Kulturen bei der Zugabe der Nahrungsorganismen nicht zu sehr vergrößerte, wurde in die Schalen mit den filtrierten Paramecien je ein Reiskorn gegeben, um welches sich über Nacht der größte Teil der Pantoffeltiere ansammelte. Am folgenden Tage konnte mit einer Pipette eine stark konzentrierte Futtermenge entnommen werden.

Determinierung der Fresszeiten

Die Fresszeit wurde definiert als die Zeit, welche ein *D. nasutum* zur vollständigen Ingestion seiner Beute benötigte. Gemessen wurde diese Zeit mit einer konventionellen Stoppuhr. Für die Bestimmung der Fresszeit wurden Individuen aus einer *D. nasutum*-Kultur, die einen Tag gehungert hatte, mit *Paramecium caudatum* bzw. *P. bursaria* gefüttert. Die Zeiterfassung erfolgte unter stereomikroskopischer Kontrolle bei 25-facher Vergrößerung. Die Zeitmessung begann, sobald ein *Didinium* ein *Paramecium* angriff und endete mit der vollständigen Ingestion der Beute. Bei Attackierung eines *Parameciums* von zwei Didinien endete die Zeitmessung mit der vollständigen Trennung der beiden Räuber.

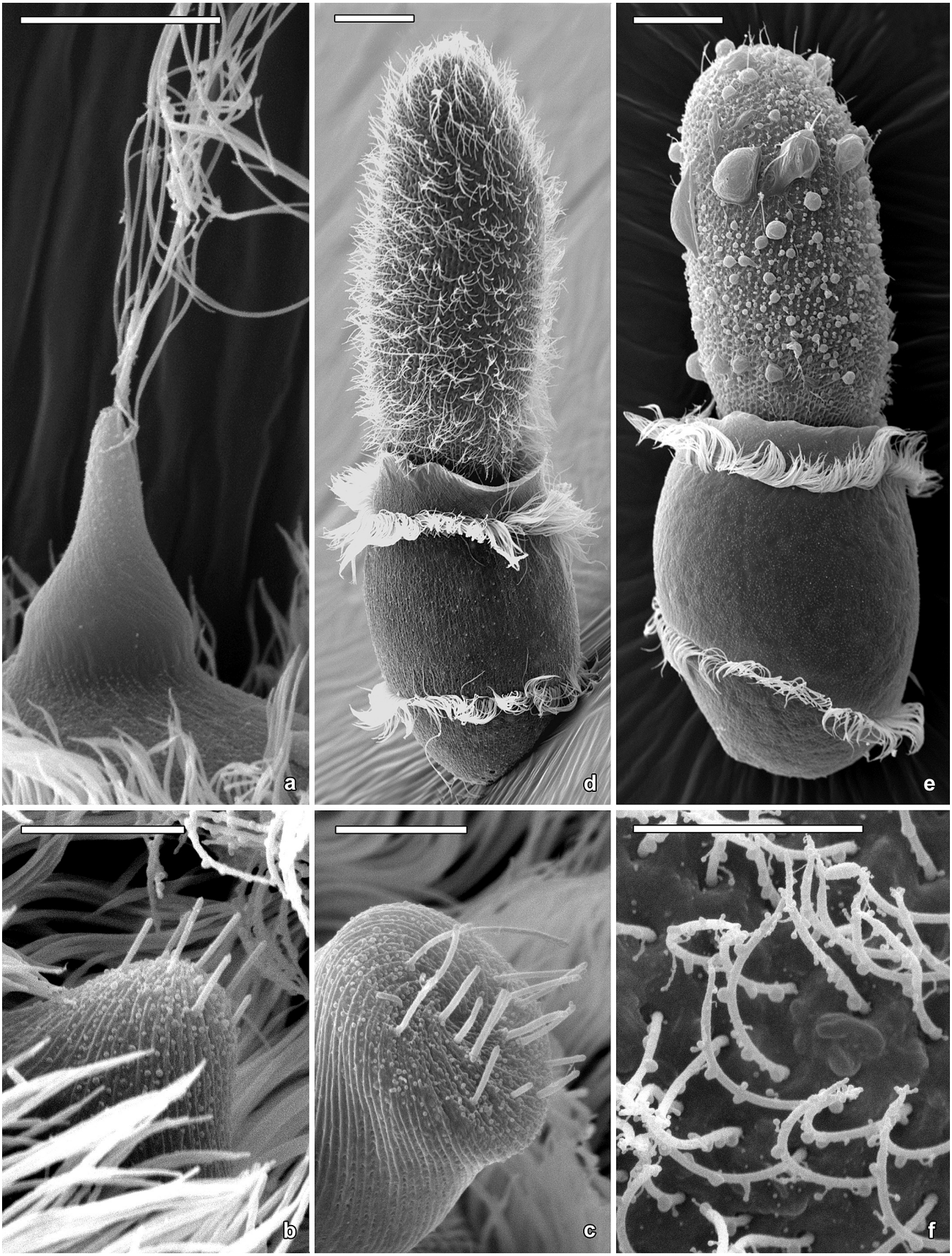
Präparation für die Rasterelektronenmikroskopie

Für die Fixierung wurde ein Teil einer mit *Paramecium* versetzten *Didinium*-Kultur mit zwei Teilen des Fixans zusammengegeben. Zur Erhaltung der Ciliendynamik wurde ein sehr rapide wirkendes Fixans eingesetzt: 2% Osmiumtetroxid plus gesättigte Quecksilberchlorid-Lösung im Verhältnis von 4:1 (PÁRDUCZ 1952, 1967; FOISSNER 1992). Bei Zimmertemperatur erfolgte die Fixierung für 30 Minuten. Danach erfolgte eine konventionelle Entwässerung der Objekte über eine aufsteigende Ethanol-Reihe. Um einen zu hohen präparationsbedingten Verlust an Untersuchungsobjekten zu vermeiden, wurden diese zuvor in FOISSNER-Käfige gegeben (FOISSNER 1992). Nach Überführung der Proben in CO_2 erfolgte die Kritische-Punkt-Trocknung in einem Critical Point Dryer Bal-Tec 030. Die getrockneten Zellen wurden schließlich mit einer Wimper auf konventionelle REM-Probenteller übertragen, die jeweils mit einer zweiseitig klebenden Folie bestückt waren. Die Besputterung der Proben mit Gold erfolgte in einer Balzer Union SCD 040 Anlage. Untersucht wurden die Objekte mit einem FEI Quanta 200 Rasterelektronenmikroskop.

Ergebnisse

Bereits bei Lupenvergrößerung fällt in einer *Didinium*-Kultur die beträchtliche Größendifferenz der Ciliaten auf. Diese wird noch ausgeprägter, wenn man die Didinien-Zellen zuvor mit Paramecien gefüttert hat, da nach der Nahrungsaufnahme die Räuber deutlich an Volumen zugenommen haben. Bei höherer Vergrößerung vermittelt insbesondere das Rasterelektronenmikroskop (REM) einen plastischen Eindruck von dem tonnenförmigen Ciliaten, der durch die beiden Cilienkränze sowie seinen nasenförmigen Mundkegel, der Proboscis, gekennzeichnet ist (Abb. 1a).

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at



©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 2a–f: Beuteerwerb und -ingestion. **a**: Ausgeschleuderte Toxicysten vom langen Typ. **b, c**: Ausgeschleuderte, noch in der Proboscis steckende Toxicysten vom kurzen Typ. **d, e**: Intakt erscheinendes (**d**) und stark lädiertes *Paramecium* (**e**) während der Ingestion durch *Didinium*. **f**: Blasige Anschwellungen an den Cilien der Beute; Cortexstruktur zerstört. REM. Maßbalken: 20 µm (**a, d, e**), 5 µm (**b, c, f**).

Bei einer einige Tage ausgehungerten Kultur von *D. nasutum* fällt im REM-Präparat auf, dass die Proboscis sehr unterschiedlich ausgebildet sein kann. Normalerweise, das heißt unter optimalen Ernährungsbedingungen, ist die „Nase" relativ breit und an ihrer Spitze deutlich abgerundet (Abb. 1a, e). Unter Hungerstress hingegen ist sie oft sehr spitz geformt (Abb. 1b) und erscheint dazu noch deutlich in die Länge ausgezogen (Abb. 1b–d). Bei sorgfältiger Sichtung der Präparate findet man unterschiedlichste Nasen-Ausgestaltungen, von kurz-gedrungen über Zwischenformen bis hin zu ausgeprägt länglich-spitz (Abb. 1f–i). Es macht den Eindruck, dass die Proboscis-Struktur einer gewissen Dynamik unterliegt.

Bei stärkerer Vergrößerung ist auf der Proboscis eine in einer Rechtsschraube verlaufende regelmäßige Streifung sichtbar (Abb. 1k), die bisweilen bereits bei schwächerer Vergrößerung zu erkennen ist (Abb. 1f). Die verschiedenen Proboscis-Formen lassen sich kaum in unbeeinflussten Lebendpräparaten erkennen, da die Ciliaten sehr schnelle Schwimmer sind, die keine detaillierten Beobachtungen zulassen. Bei Festlegung durch Deckglasdruck wird durch diesen Eingriff die Nase in ihrer Form schnell durch diesen Eingriff gestört.

Zum Beuteerwerb werden von *Didinium* besondere Extrusome, so genannte Toxicysten ausgeschleudert, welche in der Regel zu einer sehr schnellen Arretierung und Immobilisierung der Futterorganismen führen. Im ungefärbten Lebendpräparat sind ausgeschleuderte Toxicysten wegen ihrer geringen Breite und ihres geringen Kontrastes nur mit einigem Glück zu erkennen. Im REM sieht man sie auch nur sehr selten, da sie in der Regel unmittelbar in die Beute injiziert werden oder abbrechen. Geschieht dieses nicht, sind sie hin und wieder um die Proboscis herum anzutreffen (Abb. 2a).

Im durch Deckglasdruck festgelegten Präparat kann man insbesondere mit Phasenkontrast-Optik die zahlreichen Toxicysten in der Spitze der Proboscis gut ausmachen. Es fällt nicht schwer, zwei in ihrer Länge deutlich differierende Typen von einander zu unterscheiden. Nur recht selten gelingt es im REM, in der unmittelbaren Spitzenregion der Proboscis den kurzen Toxicystentyp darzustellen (Abb. 2b, c).

Die Paramecien sehen im Großen und Ganzen äußerlich relativ intakt aus, wenn sie ingestiert werden (Abb. 2d). Im Lichtmikroskop lässt sich während dieser Phase hin und wieder für eine geraume Zeit sogar noch Cilienaktivität beobachten. Eher seltener finden sich deutlich lädierte Beuteorganismen (Abb. 2e). In solchen Fällen sind kaum noch Cilien auszumachen. Auch die waffelartige Oberflächenstruktur des *Parameciums* ist nur noch hier und da zu erkennen. Stattdessen ist die Zelloberfläche der Beute von mehr oder minder großen blasigen Auftreibungen bedeckt. In anderen Fällen, wenn die Zell-Läsionen nicht so dramatisch ausfallen und die Cilien am *Paramecium* verbleiben, ist die Cilienmembran von zahllosen blasigen Ausstülpungen bedeckt (Abb. 2f).

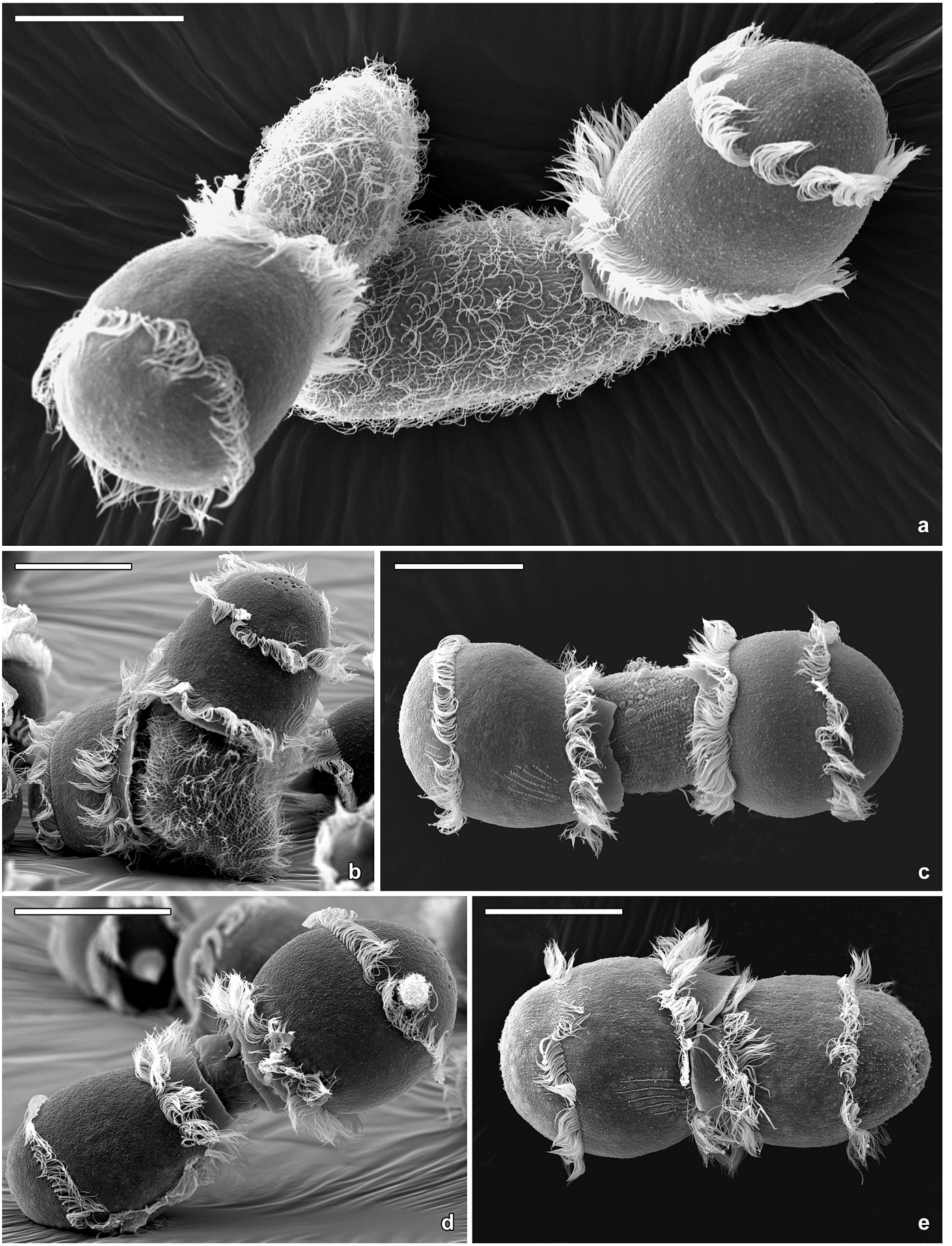
Nicht selten geschieht es, dass zwei Räuber ein und denselben Beuteorganismus angreifen. In der Regel erfolgt in einem solchen Fall der Angriff von den beiden Polen her (Abb. 3c–e). Bisweilen geschieht ein Doppelangriff an einem der beiden Zellpole und seitlich, in der Nähe des anderen Zellpols, wobei das entsprechende *Paramecium*-Ende j-förmig eingeknickt wird (Abb. 3a). Eher seltener erfolgt ein Doppelangriff von der Seite her (Abb. 3b). Von den Polen kommend nähern sich die Räuber kontinuierlich, bis sie schließlich aneinander stoßen (Abb. 3c–e). Der weitere Ingestionsverlauf lässt sich im REM nicht verfolgen. Lichtmikroskopische Analysen belegen, dass in einem solchen Fall der eine Räuber dem anderen die Beute aus der sich bildenden Nahrungsvakuole wieder herauszieht, ein Vorgang, der mehr als fünf Minuten dauern kann. Sind die beiden Räuber ungleich groß, wird in der Regel dem kleineren *Didinium* die Beute aus dem Mundapparat herausgezogen. Bislang wurde nie beobachtet, dass bei gleichgroßen Räubern ein Beuteorganismus in der Mitte auseinander gerissen wurde.

Die Inkorporierung der Beute erfolgt stets zügig. Es konnten keine wesentlichen Unterschiede zwischen der Phagocytose-Geschwindigkeit bei *Paramecium caudatum* und *P. bursaria* als Nahrung festgestellt werden. Der gesamte Ingestionsvorgang – vom Öffnen der Proboscis bis zu ihrem Wiederverschluss – dauert im Mittel rund eine Minute. Die Werte liegen zwischen 46 und 112 Sekunden bei *P. caudatum* sowie 40 und 145 Sekunden bei *P. bursaria* als Beute (Tab. 1). Die relativ weiten Zeitschwankungen hängen unter anderem von der Körpergröße der Didinien ab: Große Räuber schlingen schneller als kleine.

Table 1: Dauer der Ingestion bei verschiedenen Beute-Arten. Max – Maximum in Sekunden, Min – Minimum in Sekunden, MW – Mittelwert in Sekunden, n – Probenumfang; SD – Standardabweichung.

Beute	Situation	n	Min	Max	MW	SD
P. caudatum	ein Räuber	43	46	112	70,4	20,1
P. caudatum	zwei Räuber	16	226	395	317,1	54,0
P. bursaria	ein Räuber	27	40	145	86,8	27,1
P. bursaria	zwei Räuber	13	209	478	312,6	75,4

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at



©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3a–e: Versuche von zwei Didinien, ein und dasselbe *Paramecium* zu ingestieren. **a**: Angriff eines Beuteciliaten von seinen beiden Polen her. **b**: Von zwei Räubern teilweise seitlich ergriffene Beute. **c–e**: Ingestion der Beute durch zwei Räuber, bis diese aneinander stoßen. REM. Maßbalken: 50 µm.

Die Ingestionszeit erhöht sich deutlich, wenn zwei Didinien das gleiche Beutetier angreifen. Hier vergehen vom Angriff des Futterorganismus bis zur Trennung der beiden Didinien bei *P. caudatum* als Beute im Mittel 317 Sekunden, bei *P. bursaria* als Beute 313 Sekunden.

Diskussion

Selbst nach so vielen Jahren seit seiner Erstbeschreibung hat *Didinium nasutum* nichts von dem Faszinosum eingebüßt, das das Ciliat bei einem Betrachter auslöst, der zum ersten Mal Zeuge des beeindruckenden Phagocytosevorgangs wird. Es ist eigentlich kaum vorstellbar, dass der relativ kleine Räuber dazu in der Lage ist, eine Beute zu ingestieren, die augenscheinlich beträchtlich voluminöser ist als er selbst. Nach gut einer Minute kann man sich davon überzeugen, dass diese gewaltige Nahrungsaufnahme durchaus möglich ist (DRAGESCO 1962; WESSENBERG & ANTIPA 1970; HEWETT 1988). Welche Prozesse ablaufen, die die Aufnahme einer so großen Beute ermöglichen, ist immer noch weitgehend unbekannt. Offenbar ist *Didinium* zu einem beträchtlichen Ausmaß dehnungsfähig, wobei der strukturelle und funktionelle Hintergrund dieser Dehnbarkeit bislang nur andeutungsweise geklärt ist.

In der Literatur wird berichtet, dass *D. nasutum* bevorzugt mit *Paramecium caudatum* als Beute kultiviert werden kann. Ein Kulturversuch mit *P. bursaria* wird als aussichtslos dargestellt (SCHWARTZ 1965). Das steht im Gegensatz zu unseren Erfahrungen. In unserem Labor wächst *Didinium nasutum* besser mit *Paramecium bursaria* als mit *P. caudatum* als Nahrung. Eine Erklärung mag darin liegen, dass wir zum schnelleren Wachstum von *P. bursaria* die Kultur zweimal pro Woche mit der einzelligen Grünalge *Chlorogonium elongatum* versetzen. Normalerweise wird *Paramecium bursaria* lediglich über ein Lichtregime eine photoautotrophe Energiebedarfsdeckung mit Hilfe seiner symbiontischen Zoochlorellen ermöglicht. Auf Grund unserer Kultivierungsmethode kann *P. bursaria* gleichzeitig über Photosynthese und Heterotrophie seine Energie beziehen.

Auffällig sind die langen Nasen der hier untersuchten Didinien im Hungerzustand. In der Literatur ist eine vergleichbar gestaltete Proboscis nur für *Didinium chlorelligerum* beschrieben (KAHL 1935; FOISSNER et al. 1999). In beiden Fällen wird die außergewöhnlich lange Proboscis jedoch nicht kommentiert. Unsere Untersuchungen belegen, dass die lang ausgezogene Proboscis ein vorübergehender Zustand ist. Probosces von Tieren aus gut gefütterten Kulturen weisen die gewohnte gedrungen kegelstumpfförmige Gestalt auf. Es hat den Anschein, dass der Mundkegel – möglicherweise relativ bald nach Beendigung der Nahrungsaufnahme – aus einer Basis sozusagen herausgeschraubt wird, um wieder für eine erneute Beuteattacke vorbereitet zu sein. Bei den schraubig angeordneten Streifungen der Proboscis handelt es sich um Mikrotubuli-Bänder, die unmittelbar unter der Plasmamembran liegen (YAGIU & SHIGENAKA 1965; WESSENBERG & ANTIPA 1968, 1970).

Erstaunlicherweise gibt es nach wie vor keine Vorstellungen darüber, welche molekularen Vorgänge dem Öffnen und Schließen des Oralapparates zugrunde liegen. Es ist nicht einmal die Struktur der Proboscis-Spitze soweit im Detail geklärt, dass eine naturnahe räumliche Rekonstruktion auf ultrastrukturellem Niveau vorgenommen werden könnte. Das aber ist die Grundlage für ein Verständnis der Dynamik dieser Struktur.

In älteren Arbeiten wird auf Grund rein deskriptiver Charakterisierungen über die Funktion der drei verschiedenen Toxicystentypen (Toxicysten, Pexicysten, Cyrtocysten) von *Didinium* spekuliert, ohne experimentelle Evidenzen für die Richtigkeit der Annahmen zu liefern (DRAGESCO 1952, 1962; SCHWARTZ 1965; YAGIU & SHIGENAKA 1965;, WESSENBERG & ANTIPA 1968, 1970). So werden in den Pexicysten Festhalteorganellen gesehen, welche einen stabilen Kontakt mit der Beute etablieren sollen. Die Toxicysten dahingegen sollen auf die Beute eine immobilisierende Wirkung haben. Die Funktion der Cyrtocysten wird nicht näher erläutert. Die Funktionsweise ist in allen drei Fällen durch die Ausschleuderung eines in der Toxicystenkapsel präformiert vorliegenden Schlauchs charakterisiert (KRÜGER 1936; HOVASSE & MIGNOT 1975; HAUSMANN 1978; LUMMER 2002).

In den meisten Fällen scheinen die Beuteciliaten durch den Toxicystenbeschuss nicht äußerlich sichtbar geschädigt zu sein, sieht man einmal von dem Areal ab, an welchem der aktuelle Einschuss der Toxicysten erfolgte. Hier ist vielfach die Cortexstruktur geschädigt. In seltenen Fällen erkennt man allerdings eine dramatische Schädigung der Paramecien. Sie sind über und über von blasigen Aufwölbungen der Plasmamembran bedeckt und lassen kein geordnetes Corticalgefüge mehr erkennen. Dieses kann darauf hinweisen, dass möglicherweise eine übergroße Dosis einer aus den Toxicysten stammenden Giftsubstanz in die Beute injiziert wurde. Bisweilen werden Schädigungen der Beute erst bei genauerem Hinsehen evident. So kann man bei stärkerer Vergrößerung zahlreiche kleine, blasige Aufwölbungen beispielsweise an der Cilienschaftmembran erken-

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nen. Unabhängig davon, ob äußerlich sichtbare Schäden auszumachen sind oder nicht, gibt es keinen Zweifel an der Funktion der Toxicysten, nämlich augenblickliche Arretierung und schnell erfolgende Immobilisierung der Beute.

Normalerweise frisst ein *Didinium* ein *Paramecium*. Wenn, was unter Laborbedingungen wegen des Überflusses an Nahrung nicht selten passiert, zwei Räuber den gleichen Beuteorganismus ingestieren wollen, kommt es zwangsläufig zu Komplikationen. Denn es gibt offenbar für die Didinien keine Information, dass bereits ein Räuber an einer Beute frisst. Der Phagocytosevorgang läuft kontinuierlich solange weiter, bis die beiden Didinien aufeinander stoßen. Dann beginnt sozusagen ein Tauziehen um die Beute, das sich über einen längeren Zeitraum erstreckt. Stets endet dieser Vorgang so, dass ein Räuber dem anderen das *Paramecium* aus dem Oralapparat wieder herauszieht. Bislang ist es nicht beobachtet worden, dass ein Beuteciliat dabei auseinander gerissen wurde. Vergleichbare Situationen treten auch bei anderen räuberischen Ciliaten auf, beispielsweise bei *Homalozoon vermiculare*, das zahlreiche Ähnlichkeiten im Phagocytose-Ggeschehen mit *Didinium nasutum* aufweist (BAUMBERG & HAUSMANN 2004, 2007). So benötigt *Homalozoon vermiculare* ebenfalls rund eine Minute, um ein *Paramecium* zu ingestieren, und die Öffnung des Oralapparates scheint gleichen strukturellen und funktionellen Gegebenheiten zu unterliegen wie bei *Didinium nasutum* (KUHLMANN et al. 1980, KUHLMANN & HAUSMANN 1983).

Danksagung

Wir danken Rosemarie HAHMANN und Regina KOLLMANN für stets zuverlässige und sorgfältige technische Hilfe.

Zusammenfassung

Das tonnenförmige Ciliat *Didinium nasutum* ist durch zwei Cilienkränze sowie durch eine kegelstumpfförmige Proboscis gekennzeichnet. Die Proboscis zeigt unterschiedlichste Ausgestaltungen, von kurz-gedrungen über Zwischenformen bis hin zu ausgeprägt länglich-spitz. Es wird vermutet, dass die Proboscis-Ausgestaltung einer gewissen Dynamik unterliegt. Durch den Abschuss von Toxicysten werden die Beutetiere – *Paramecium caudatum* und *P. bursaria* – arretiert, immobilisiert und schließlich abgetötet. Es können drastische Läsionen der Beuteorganismen eintreten. Die Ingestion eines *Parameciums* dauert rund eine Minute. Fressen zwei Didinien am gleichen Beuteciliaten, treffen sie im Verlaufe der Ingestion zwangsläufig aufeinander, wodurch die Phagocytose zunächst gestoppt wird. Im Verlaufe von rund fünf Minuten gelingt es dann einem der Räuber, dem anderen die Beute aus dem Oralapparat heraus zu ziehen und sie völlig zu verschlingen.

Literatur

BALBIANI E.-G. (1873): Observations sur le *Didinium nasutum* (STEIN) (*Vorticella nasuta*, O.-F. MÜLLER). — Arch. Zool. Exp. et Gén. **2**: 363–394.

BAUMBERG D. & HAUSMANN K. (2004): Räuberische Lebensweise bei Ciliaten – Fallbeispiel *Homalozoon vermiculare*. Teil 2: Kannibalismus oder doch nur Zufall? — Mikrokosmos **93**: 295–300.

BAUMBERG D. & HAUSMANN K. (2007): Vesiculation of food vacuoles and segregation of ingesta: Peculiarities of the digestive cycle in the raptorial ciliate *Homalozoon vermiculare*. — Acta Protozool. **46**: 1–8.

BEERS C.D. (1925): Encystment and the life-cycle in the ciliate *Didinium nasutum*. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **11**: 523–528.

BEERS C.D. (1926): The life-cycle in the ciliate *Didinium nasutum* with reference to encystment. — J. Morphol. Physiol. **42**: 1–21.

BEERS C.D. (1927): The relation between hydrogen-ion concentration and encystment in *Didinium nasutum*. — J. Morphol. Physiol. **44**: 21–28.

BEERS C.D. (1928a): Some effects of dietary insufficiency in the ciliate *Didinium nasutum*. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **14**: 132–137.

BEERS C.D. (1928b): The relation of dietary insufficiency to vitality in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Exp. Zool. **51**: 121–133.

BEERS C.D. (1928c): Rhythms in Infusoria, with special reference to *Didinium nasutum*. — J. Exp. Zool. **51**: 485–493.

BEERS C.D. (1929): On the possibility probability of indefinite reproduction in the ciliate *Didinium* without conjugation or endomixis. — Am. Nat. **63**: 125–129.

BEERS C.D. (1930): Some effects of encystment in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Exp. Zool. **56**: 193–208.

BEERS C.D. (1931): Some effects of conjugation in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Exptl. Zool. **58**: 455–470.

BEERS C.D. (1933a): Diet in relation to depression and recovery in the ciliate *Didinium nasutum*. — Arch. Protistenkd. **79**: 101–118.

BEERS C.D. (1933b): The relation of density of population to rate of reproduction in the ciliates *Didinium nasutum* und *Stylonychia pustulata*. — Arch.Protistenkd. **80**: 36–64.

BEERS C.D. (1935): Structural changes during encystement and excystment in the ciliate *Didinium nasutum*. — Arch. Protistenkd. **84**: 133–155.

BEERS C.D. (1937): The viability of ten-year-old *Didinium* cysts (Infusoria). — Am. Nat. **71**: 521–524.

BEERS C.D. (1945): The excystment process in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc. **61**: 264–275.

BEERS C.D. (1946): Excystment in *Didinium nasutum*, with special reference to the role of bacteria. — J. Exp. Zool. **103**: 201–231.

BEERS C.D. (1947a): The relation of density of population to encystment in *Didinium nasutum*. — J. Elisha Mitchell Sci. Soc. **63**: 141–154.

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BEERS C.D. (1947b): Factors involved in encystment in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Morphol. Physiol. **43**: 499–520.

BEERS C.D. (1959): The culture of *Didinium nasutum*. — In: GALTSOFF P.S., LUTZ F.E., WELCH P.S. & NEEDHAM J.G. (Ed.): Culture Methods for Invertebrate Animals. Dover Publications, New York: 100–103.

BERGER J. (1979): The feeding behavior of *Didinium nasutum* on an atypical prey ciliate (*Colpidium campylum*). — Trans. Amer. Miscrosc. Soc. **98**: 487–494.

BERGER J. (1980): Feeding behaviour of *Didinium nasutum* on *Paramecium bursaria* with normal and apochlorotic zoochlorellae. — J. Gen. Microbiol. **118**: 397–404.

BRANDT C.L., SHEPARD D.C. & GIESE A.C. (1955): The effect of nutritional state on photoreversal of ultraviolet injuries in *Didinium nasutum*. **—** J. Gen. Physiol. **38**: 295–305.

BRÄUCKER R. (1995): Behavioural changes in *Paramecium* and *Didinium* exposed to short-term microgravity and hypergravity. — Adv. Space Res. **16**: 231–234.

BRÄUCKER R., MACHEMER-RÖHNISCH S. & MACHEMER H. (1994): Graviresponses in *Paramecium caudatum* and *Didinium nasutum* examined under varied hypergravity conditions. — J. Exp. Biol. **197**: 271–294.

BURBANCK W.D. & EISEN J.D. (1960): The inadequacy of monobacterially-fed *Paramecium aurelia* as food for *Didinium nastum*. — J. Protzozool. **7**: 201–206.

BUTZEL H.M. Jr. & BOLTEN A.B. (1968): The relationship of the nurtritive state of the prey organisms *Paramecium aurelia* to the growth and encystment of *Didinium nasutum*. — J. Protozool. **15**: 256–258.

BUTZEL H.M. Jr., & HORWITZ H. (1965): Excystment of *Didinium*. — J. Protozool. **12**: 413–416.

CALKINS G.N. (1915): *Didinium nasutum*: I. The life history. — J. Exp. Zool. **19**: 225–2410.

CALKINS G.N. (1916): The effects of cancer tissue, embryonic tissue, and normal tissue on the vitality of protozoa. *Didinium nasutum*. — J. Cancer Res. **1**: 399–414.

CURGY J.-J., STELLY N., STEVENS B.J. & ANDRÉ J. (1978): Les mitoribosomes et les ARN mitoribosomiques du protozoaire cilié *Didinium nasutum*. — Biol. Cellulaire **31**: 149–158.

DRAGESCO J. (1952): Sur la structure des trichocystes toxiques des infusoires holotriches gymnostomes; note preliminaire. — Bull. Microscop. Appl. **2**: 92–98.

DRAGESCO J. (1962): Capture et ingestion des proies chez les infusoires ciliés. — Bull. Biol. Fr. Belg. **96**: 123–167.

ENTZ G. (1883): Beiträge zur Kenntnis der Infusorien. — Z. Wiss. Zool. **38**: 123–167.

FAURÉT-FREMIET E. (1911): Production experimentale de „trichites" chez le *Didinium*. — C. R. Soc. Biol. **71**: 146–147.

FAURÉT-FREMIET E. (1945): Symetrie et polarité chez les ciliés. V. Complexes hétéropolaires de *Didinium nasutum*. — Bull. Biol. Fr. Belg. **79**: 106–150.

FOISSNER W. (1992): Preparation of samples for scanning electron microscopy. — In: LEE J.J. & SALDO A.T. (Ed.): Protocols in protozoology. Society of Protozoologists, Lawrence: C 20.1–20.5.

FOISSNER W., BERGER H., BLATTERER H. & KOHMANN F. (1995): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. – Band IV: Gymnostomatea, *Loxodes*, Suctoria. — Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft **1/95**: 1–534.

FOISSNER W., BERGER H. & SCHAUMBURG J. (1999): Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. — Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft **3/99**: 1–793.

GELEI J. von (1938): Das Exkretionsplasma von *Didinium nasutum* in Ruhe und Teilung. — Arch. Protistenkd. **90**: 369–382.

GRAVE E. (1982): *Didinium nasutum*, ein ungewöhnliches Wimpertier. — Mikrokosmos **71**: 306–311.

HARA R. & ASAI H. (1980): Electrophysiological response of *Didinium nasutum* to *Paramecium* capture and mechanical stimulation. — Nature **283**: 869–870.

HARA R., ASAI H. & NAITOH Y. (1985): Electrical responses of the carnivorous ciliate *Didinium nasutum* in relation to discharge of the extrusive organelles. — J. Exp. Biol. **119**: 211–224.

HARRISON G.W. (1995): Comparing predator-prey models to Luckinbill's experiment with *Didinium* and *Paramecium*. — Ecology **76**: 357–374.

HAUSMANN K. (1978): Extrusive organelles in protists. — Int. Rev. Cytol. **52**: 197–276.

HEWETT S.W. (1987): Prey size and survivorship in *Didinium nasutum* (Ciliophora: Gymnostomatida). — Trans. Amer. Microsc. Soc. **106**: 134–138.

HEWETT S.W. (1988): Predation by *Didinium nasutum*: Effects of predator and prey size. — Ecology **69**: 135–145.

HOLT P.A. (1972): An electron microscope study of the rhabdophorine ciliate *Didinium nasutum* during excystment. — Trans. Amer. Microsc. Soc. **91**: 144–168.

HOLT P.A. & CHAPMAN G.B. (1971): The fine structure of the cyst wall of the ciliated protozoon *Didinium nasutum*. — J. Protozool. **18**: 604–614.

HOVASSE R. & MIGNOT J.-P. (1975): Trichocystes et organites analogues chez les protistes. — Ann. Biol. **14**: 397–422.

IWADATE Y. & ASAI H. (1995): Success in preparing detergent-extracted models of *Didinium nasutum* and extrusive organelle discharge in response to calcium ions. — Cytobios **82**: 29–37.

IWADATE Y. & ASAI H. (1996): Improved preparation and swimming behavior of Triton-extracted models of *Didinium nasutum*. — Cell Motil. Cytosk. **33**: 175–182.

IWADATE Y., KATOH K., ASAI H. & KIKUYAMA M. (1997): Simultaneous recording of cytosolic Ca^{2+} levels in *Didinium* and *Paramecium* during a *Didinium* attack on *Paramecium*. — Protoplasma **200**: 117–127.

IWADATE Y., KATOH K., KIKUYAMA M. & ASAI H. (1999): Ca^{2+} triggers toxicyst discharge in *Didinium nasutum*. — Protoplasma **206**: 20–26.

JENNINGS H.S. (1906): The Behavior of the Lower Organisms. — Columbia University Press, New York.

KAHL A. (1935): Urtiere oder Protozoa. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 4. Peritricha und Chonotricha. — Tierwelt Dtl. **30**: 651–886.

KARADZHAN B.P. & RAIKOV I.B. (1977): Fine structure of the nuclear apparatus of *Didinium nasutum* (Ciliophora, Gymnostomata) in interphase and during binary fission. — Protistologica **13**: 15–29.

KARAJAN B.P., POPENKO V.I. & RAIKOV I. B. (1995): Organization of transcriptionally inactive chromatin of the interphase mancronucleus of the ciliate *Didinium nasutum*. — Acta. Protozool. **34**: 135–141.

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

KARAJAN B.P., POPENKO V.I. & LEONOVA O.G. (2003): Fine structure of nucleoli in the ciliate *Didinium nasutum*. — Protistology **3**: 99–106.

KOZLOVA I., SINGH M. & EASTON A. (2002): Predator-prey models with diffusion based on LUCKINBILL's experiment with *Didinium* and *Paramecium*. — Math. Comp. Model. **36**: 83–102.

KRÜGER F. (1936): Die Trichocysten der Ciliaten im Dunkelfeldbild. — In: HESSE R. (Hrsg.): Zoologica – Original-Abhandlungen aus dem Gesamtgebiet der Zoologie. Heft **91**. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 1–83.

KUHLMANN S. & HAUSMANN K. (1983): Ultrastrukturelle Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme bei *Homalozoon vermiculare* STOKES 1887. — Protistologica **19**: 111–122.

KUHLMANN S., PATTERSON D.J. & HAUSMANN K. (1980): Untersuchungen zu Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme bei *Homalozoon vermiculare*, STOKES 1887. 1. Nahrungserwerb und Feinstruktur der Oralregion. — Protistologica **16**: 39–55.

LAYBOURN J. (1977): Respiratory energy losses in the protozoan predator *Didinium nasutum* MÜLLER (Ciliophora). — Oecologia **27**: 305–309.

LEONOVA O.G., KARAJAN B.P., IVLEV Y.F., IVANOVA J.L. & POPENKO V.I. (2006): Nucleolar apparatus in the macronucleus of *Didinium nasutum* (Ciliata): EM and 3D reconstruction. — Protist **157**: 391–400.

LIPSCOMB D.L. & RIORDAN G.P. (1992): A re-examination of the ultrastructure of *Didinium nasutum* and a reanalysis of the phylogeny of the haptorid ciliates. — J. Protozool. **39**: 110–121.

LUMMER S. (2002): Von den Geheimnissen der gefährlichen Nasentierchen. — Mikrokosmos **91**: 321–326.

LUND B. (1918): The toxic action of KCN and ist relation to the state of nutrition and age of the cell, as shown by *Paramecium* and *Didinium*. — Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods-Hole **35**: 211–231.

MACHEMER H. & BRÄUCKER R. (1992): Gravireception and graviresponses in ciliates. — Acta Protozool. **31**: 185–214.

MALY E.J. (1978): Stability of the interaction between *Didinium* and *Paramecium*: Effects of dispersal and predator time lag. — Ecology **59**: 733–741.

MAST S.O. (1909): The reactions of *Didinium nasutum* (STEIN) with special reference to the feeding habits and the function of trichocysts. — Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole **16**: 91–118.

MAST S.O. (1912): The value of the ciliate, *Didinium*, in the study of biology. — Science **36**: 871–873.

MAST S.O. (1917a): The vitality of cysts of the protozoon *Didinium nasutum*. — Science **46**: 70–72.

MAST S.O. (1917b): Conjugation and encystment in *Didinium nasutum* with especial reference to their significance. — J. Exp. Zool. **23**: 335–359.

MAST S.O. (1917c): Mutation in *Didinium nasutum*. Amer. Nat. **51**: 351–360.

MAST S.O. & IBARA G. (1923): The effect of temperature, food and the age of the culture on the encystment of *Didinium nasutum*. — Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods-Hole **45**: 105–112.

MAUPAS E. (1883): Contribution a l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. — Arch. Zool. Exp. Gén. **1**: 427–664.

MAYER P. (1998): *Didinium nasutum* und *Monodinium balbianii* sind sehr gefräßige Ciliatenräuber. — Mikrokosmos **87**: 87–91.

MCGRATH M.S., DAGGETT P.-M. & NERAD T.A. (1977): Studies on the preservation of the ciliate *Didinium nasutum*. — Trans. Amer. Microsc. Soc. **96**: 519–525.

MÜLLER O.F. (1773): Vermium Terrestrium et Fluviatilium, seu Animalium Infusorium, Helminthicorum et Testaceorum, non Marinorum, Succincta Historia. — Heineck et Faber, Havniae et Lipsiae.

PÁRDUCZ B. (1952): Eine neue Schnellfixierungsmethode im Dienste der Protistenforschung und des Unterrichts. — Ann. Mus. Nat. Hung. **2**: 5–12.

PÁRDUCZ B. (1954): Ernährungsbiologische und zytologische Untersuchungen an Didinien. — Biol. Közl. **1**: 57–63.

PÁRDUCZ B. (1961): Bewegungsbilder über Didinien. — Ann Hist. Nat. Mus. Natl. Hung **53**: 267–280.

PÁRDUCZ B. (1967): Ciliary movement and coordination in ciliates. — Int. Rev. Cytol. **21**: 91–128.

PATTEN M.W. (1921): The life history of an amicronucleate race of *Didinium nasutum*. — Proc. Soc. Exp. Biol. Med. **18**: 188–189.

PERNBERG J. & MACHEMER H. (1995a): Voltage-dependence of ciliary activity in the ciliate *Didinium nasutum*. — J. Exp. Biol. **198**: 2537–2545.

PERNBERG J. & MACHEMER H. (1995b): Fluorometric measurement of the intracellular free Ca^{2+}-concentration in the ciliate *Didinium nasutum* using Fura-2. — Cell Calcium **18**: 484–494.

PRANDTL H. (1906): Die Konjugation von *Didinium nasutum* O.F.M. — Arch. Protistenkd. **7**: 229–258.

REUKAUF E. (1914/15): Bilder aus der Lebensgeschichte von *Didinium nasutum* STEIN, eines holotrichen Wimper-Infusors. — Mikrokosmos **8**: 117–118.

REUKAUF E. (1930): Zur Biologie von *Didinium nasutum*. — Z. vergl. Physiol. **11**: 689–701.

REUKAUF E. (1940/41): Das zwei- und eingürtelige „Nasentierchen". — Mikrokosmos **34**: 149–150.

RIEDER N. (1971): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Didinium nasutum* O.F. MÜLLER (Ciliata, Gymnostomata) in Interphase und Teilung. — forma et functio **4**: 46–86.

RIEDER N. (1973): Elektronenmikroskopische und histochemische Untersuchungen an der Cystenhülle von *Didinium nasutum* O.F. MÜLLER (Ciliata, Holotricha). — Arch. Protistenkd. **115**: 125–131.

SALT G.W. (1974): Predator and prey densities as controls of the rate of capture by the predator *Didinium nasutum*. — Ecology **55**: 434–439.

SALT G.W. (1975): Changes in cell volume of *Didinium nasutum* during population increase. — J. Protozool. **22**: 112–115.

SALT G.W. (1979): Densitiy, starvation, and swimming rate in *Didinium* populations. — Amer. Nat. **113**: 135–143.

SCHWARTZ V. (1965): Einleitende Beobachtungen am Beutefang von *Didinium nasutum*. — Z. Naturforschg. **20b**: 383–391.

SMALL E.B., ANTIPA G.A. & MARSZAŁEK D. (1972): The cytological sequence of events in the binary fission of *Didinium nasutum* (O.F.M.). — Acta Protozool. **9**: 275–281.

STEIN F. (1859): Characteristik neuer Infusoriengattungen. — Lotos **9**: 2–5, 57–60.

TEN KATE C.G.B. (1927): Über das Fibrillensystem der Ciliaten. — Arch. Protistenkd. **57**: 362–426.

©Biologiezentrum Linz/Austria, download unter www.biologiezentrum.at

THON K. (1905): Über den feineren Bau von *Didinium nasutum*, O.F.M. — Arch. Protistenkd. **5**: 281–321.

TRÖGER J. (2003): Aus einer Zelle von *Didinium nasutum* können durch Querteilung beliebig viele Zellen entstehen – Eine Studie über die Morphogenese dieses Ciliaten. — Mikrokosmos **92**: 347–353.

TRÖGER J. (2004): Außergewöhnliche Zellformen mit mehreren Mundapparaten sowie andere Störungen in der Morphogenese von *Didinium nasutum*. — Mikrokosmos **93**: 1–8.

TRÖGER J. & HAUSMANN K. (2005): Spontaneous and heat shock-induced irregularities in the cell structure of *Didinium* cf. *nasutum*. — Europ. J. Protistol. **41**: 1–5.

WESSENBERG H. & ANTIPA G. (1968): Studies on *Didinium nasutum*. I. Structure and ultrastructure. — Protistologica **4**: 427–447.

WESSENBERG H. & ANTIPA G. (1970): Capture and ingestion of *Paramecium* by *Didinium nasutum*. — J. Protozool. **17**: 250–270.

WRIGHT A.D.G. & LYNN D.H. (1997): Monophyly of the trichostome ciliates (phylum Ciliophora: class Litostomatea) tested using new rRNA sequences from the vestibuliferids, *Isotricha intestinalis* and *Dasytricha ruminantium*, and the haptorian, *Didinium nasutum*. — Europ. J. Protistol. **33**: 305–315.

YAGIU R. & SHIGENAKA Y. (1965): Electron microscopy of the ectoplasm and the proboscis in *Didinium nasutum*. — J. Protozool. **12**: 363–381.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Alexandra GUHL
Univ.-Prof. Dr. Klaus HAUSMANN
Freie Universität Berlin
Institut für Biologie / Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Straße 1–3
14195 Berlin
Germany
E-Mail: alexia.guhl@t-online.de
hausmann@zedat.fu-berlin.de